

Fitopatoloxía

unidade didáctica 3

A defensa das plantas fronte a patóxenos

Antonio Segura Iglesias e Francisco Luís de la Torre Noya

Departamento de Fisioloxía Vexetal

Facultade de Bioloxía



VICERREITORÍA DE ESTUDANTES,
CULTURA E FORMACIÓN CONTINUA



unidade didáctica 3

A defensa das plantas frente a patóxenos

Antonio Segura Iglesias e Francisco Luís de la Torre Noya
Departamento de Fisioloxía Vexetal
Facultade de Bioloxía



Copyright © Universidade de Santiago de Compostela, 2012

Deseño

Unidixital

Edita

Vicerreitoría de Estudantes,
Cultura e Formación Continua
da Universidade de Santiago de Compostela
Servizo de Publicacións
da Universidade de Santiago de Compostela

Imprime

Unidixital

Servizo de Edición Dixital da
Universidade de Santiago de Compostela

Dep. Legal: C 1143-2012

ISBN 978-84-9887-908-7

ADVERTENCIA LEGAL: reservados todos os dereitos.
Queda prohibida a duplicación, total ou parcial desta
obra, en calquera forma ou por calquera medio (elec-
trónico, mecánico, gravación, fotocopia ou outros) sen
consentimento expreso por escrito dos editores.

MATERIA: Fitopatoloxía
TITULACIÓN: Grao en Bioloxía
PROGRAMA XERAL DO CURSO
Localización da presente unidade didáctica

Unidade I. Conceptos xerais

Factor adverso. Enfermidade. Patóxenos. Parasitismo e patoxenicidade. Procesos patoxénicos.
Patóxenos bióticos. Estrutura e función. Enfermidades abióticas

Unidade II. Interaccións hospedeiro-patóxeno

Localización. Penetración. Colonización. Invasión. Factores de patoxenicidade.
Degradación de cubertas vexetais. Degradación encimática da parede celular. Toxinas específicas e non específicas. Modo de acción

Unidade III. A defensa das plantas fronte a patóxenos

Defensas químicas e estruturais preexistentes. Defensas inducidas
Resposta hipersensitiva. Fitoalexinas. Elicitores. Resistencia sistémica adquirida.
Xenética das relacións hospedeiro-patóxeno. Xenes e enfermidade. Variabilidade xenética. O concepto xene por xene. Resistencia e enxeñería xenética

Unidade IV. Fisioloxía da planta enferma

Ambiente e enfermidade
Papel das hormonas na expresión de síntomas.
Alteracións na permeabilidade. Desequilibrio hídrico
Cambios no metabolismo do carbono. Desaxustes na actividade respiratoria e na fotosíntese

Unidade V. Epidemioloxía das enfermidades das plantas

Dinámica da interacción entre poboacións de patóxeno e hóspede.
Modelos. Predición
Control das enfermidades das plantas

Unidade VI. Fitopatoloxía descritiva

Enfermidades producidas por fungos e organismos semellantes
Enfermidades producidas por procariotas: mollicutes e bacterias
Enfermidades producidas por virus e viroides
Plantas superiores parasitas
Nematodos como fitopatóxenos

ÍNDICE

Presentación	7
Obxectivos	7
Metodoloxía e actividades	8
Contidos	9
1. Defensa Vexetal	9
1.1. Defensa pasiva ou constitutiva.....	9
1.2. Defensa activa ou inducible.....	10
2. Resposta hipersensitiva.....	11
2.1. Concepto de hipersensibilidade	11
2.2. Especies reactivas de osíxeno.....	12
2.3. Proteínas relacionadas coa patoxenicidade...	12
2.4. Fitoalexinas.....	12
2.5. Resposta defensiva sistémica.....	12
3. Xenética da relación hospedeiro-patóxeno	12
3.1. Xenética e enfermidade.....	13
3.2. Xenética da virulencia	13
3.3. Xenos de resistencia.....	13
3.4. Variabilidade en plantas e patóxenos.....	13
3.5. Modelo xene por xene de Flor	14
3.6. Resistencia e enxeñería xenética	14
Avaliación	14
Bibliografía	16

PRESENTACIÓN

Esta unidade didáctica inclúese na materia Fitopatoloxía que se imparte no cuarto curso do grao en Bioloxía, cunha carga lectiva de 4.5 créditos ECTS. Os destinatarios son alumnos de último curso de Grao. A Fitopatoloxía, que estuda as enfermidades das plantas, está especialmente relacionada con outras materias do Grao, como Botánica, Microbioloxía, Fisioloxía Vexetal, Bioquímica e Xenética. O alumnado adquirirá coñecementos fundamentais para entender as interaccións entre os organismos patóxenos e os vexetais como consecuencia das cales aparecen as enfermidades. A docencia desta materia repártese en 36 horas de clases presenciais, 10 horas de laboratorio e dúas de titorías. Dentro do programa teórico da materia, esta unidade didáctica impartirase despois da introdución xeral da materia e da descritiva dos procesos de patoxenicidade na interacción hóspede-patóxeno.

A Fitopatoloxía é unha disciplina que estuda os patóxenos vexetais e a súa interacción coas plantas (enfermidade), e o medio ambiente; neste sentido, resulta imprescindible para comprender a fisioloxía da disfunción asociada ao proceso de patoxenicidade, coas súas fondas repercusións para a economía agrícola e a alimentación dos seres humanos. Asemade, a Fitopatoloxía é a disciplina encargada da prevención e da administración de medidas fitosanitarias para reducir, na medida do posible, as consecuencias asociadas á aparición e a diseminación das enfermidades das plantas. Neste contexto, esta Unidade Didáctica engloba a ampla variedade dos procesos defensivos dos vexetais, de necesaria comprensión para entender a fisioloxía da enfermidade.

OBXECTIVOS

Obxectivos xerais da materia:

- Coñecer e manexar vocabulario específico da materia.
- Adquirir coñecementos básicos acerca dos organismos causantes das enfermidades das plantas.
- Adquirir coñecementos avanzados da interacción planta-patóxeno, e das defensas das plantas fronte ás enfermidades.
- Adquirir coñecementos avanzados relacionados ca descritiva das enfermidades das plantas.
- Identificar as enfermidades máis relevantes no ámbito xeográfico da Comunidade Autónoma de Galicia.
- Coñecer e utilizar as técnicas de laboratorio empregadas habitualmente nas ciencias da vida.
- Valorar a importancia socioeconómica das enfermidades das plantas.

Obxectivos específicos da unidade didáctica:

- Adquirir coñecementos sobre as defensas químicas, estruturais

e inducidas.

- Adquirir coñecementos sobre a resposta hipersensitiva e a resistencia sistémica adquirida.
- Relacionar as defensas das plantas coas características dos patóxenos que se estudarán posteriormente.
- Relacionar as adaptacións defensivas das plantas co contexto mais amplo da Fisioloxía Vexetal estudada no terceiro curso do Grao en Bioloxía.
- Valorar a importancia das plantas como suxeito activo no proceso patoxénico e as implicacións na coevolución dos dous membros do patosistema.

Estes obxectivos específicos contribúen a reforzar os xerais, fundamentalmente os sinalados no primeiro e terceiro lugar.

METODOLOXÍA E ACTIVIDADES PROPOSTAS

Os contidos teóricos desta unidade didáctica desenvolveranse fundamentalmente ao longo de dez sesións de clases expositivas coa seguinte distribución e temporalización:

- Tema 6. Defensa Vexetal: 2 horas
- Tema 7. Resposta hipersensitiva e Resistencia Sistémica Adquirida: 4 horas.
- Tema 8. Xenética da interacción hóspede-patóxeno: 4 horas

Para a exposición empregárase fundamentalmente o apoio da proxección de presentacións, con abundancia de fotografías no caso do Tema 6 correspondentes a exemplos de defensas macro e microscópicas das plantas, e fundamentalmente esquemas no caso dos Temas 7 e 8. Buscarase en todo momento a participación activa do alumnado mediante a formulación de cuestións relativas ao tema en curso e a súa interrelación cos temas xa vistos.

Durante a impartición da materia de Fitopatoloxía e tal como se reflectiu no apartado de presentación, o alumnado desenvolve unha práctica de 10 horas de duración, parte da cal está intimamente relacionada con esta unidade didáctica; esta práctica consta da inoculación de plantas susceptibles e resistentes á bacteria patóxena *Agrobacterium tumefaciens*. O desenvolvemento ou non da enfermidade está estreitamente relacionado cos conceptos de resposta hipersensitiva e a xenética da relación patóxeno-hóspede, ambos obxecto de estudo nesta Unidade Didáctica.

Ao rematar o primeiro tema realizarase unha actividade tipo *quiz* con fotos en soporte Excel ou similar para comprobar, mediante traballo en grupo, a capacidade dos alumnos para identificar os tipos de defensas estruturais das plantas. Para esta actividade se necesitará a aula de informática o cal nos permitirá verificar as respostas en tempo real.

As carencias ou peculiaridades observadas no alumnado durante as clases expositivas, a actividade e o desenvolvemento da práctica, abordaranse na segunda hora de titorías da materia, recomendando reforzos concretos e proporcionando bibliografía axeitada.

Adicionalmente ás clases interactivas e expositivas, os seminarios dedicaranse a establecer un debate sobre: “As plantas transxénicas resistentes a enfermidades”, no que parte do alumnado deberá esgrimir argumentos a favor e outra parte en contra, establecendo deste xeito o polémico debate tan de actualidade a través do cal os estudantes tomarán conciencia da importancia da enxeñería xenética como ferramenta para progresar no coñecemento da bioloxía e concretamente para producir plantas de interese agronómico.

Ao longo do semestre faranse dúas saídas ao campo, unha para visitar a Estación Fitopatolóxica de Areeiro (Pontevedra) como centro de referencia no diagnóstico de enfermidades das plantas e outra para visitar unha explotación agrícola ecolóxica baseada na optimización dos recursos naturais sen empregar agroquímicos de síntese nin organismos xeneticamente modificados.

CONTIDOS

As plantas posúen mecanismos efectivos de defensa para anular ou evitar os efectos do parasitismo. O coñecemento destes mecanismos xunto co recente desenvolvemento das técnicas de enxeñería xenética, adquiren hoxe especial relevancia no deseño de novos métodos e estratexias de control das enfermidades.

1. Defensa Vexetal

A pesar de que a maioría das plantas crecen nun ambiente saturado de esporas de fungos, células bacterianas, virus e outros organismos patóxenos, moitas delas permanecen sás pois posúen mecanismos de defensa que as fan resistentes á gran maioría de axentes patóxenos. Aínda que as plantas deféndense dos potenciais patóxenos de xeitos distintos, os científicos clasifican as estratexias en dúas categorías básicas: defensa **pasiva** (presente antes do proceso de interacción), e defensa **activa** (inducida despois do recoñecemento do patóxeno pola planta). O coñecemento e a explotación das defensas do hóspede poden dar lugar ao establecemento de novas estratexias de control das enfermidades das plantas (Fig. 1).

1.1. Defensa pasiva ou constitutiva

As barreiras máis importantes durante os procesos de prepenetración son pasivas. A capacidade coa que un organismo patoxénico pode colonizar as superficies vexetais está relacionada coa natureza química e a topografía da superficie da planta. As barreiras físicas poden limitar os procesos de penetración dos patóxenos, o espesor da cutícula xoga un papel esencial na defensa fronte algúns patóxenos. A suberina, composto similar á cutina, asociada á algúns tecidos, pode ser unha defensa pasiva ou formarse en resposta á infección. O espesor da parede celular tamén é determinante nas

células epidérmicas e nas células que están a ser invadidas por organismos patóxenos.

As plantas sintetizan, vía metabolismo secundario, unha serie de compostos de baixo peso molecular que están presentes en concentracións que afectan aos patóxenos. Estes metabolitos antimicrobianos naturais agrúpanse en dúas clases: **fitoanticipinas** e **fitoalexinas**. As fitoanticipinas son compostos de baixo peso molecular constitutivos, que se almacenan dentro da célula ou libéranse de glucósidos inactivos. As fitoalexinas sintetízanse en resposta ao patóxeno e discútense na sección de respostas defensivas activas.

1.2. Defensa activa ou inducible

As plantas desenvolveron un gran número de mecanismos activos de defensa para limitar a entrada de patóxenos capaces de evadir as primeiras barreiras defensivas preestablecidas. A clave da defensa activa é o recoñecemento do patóxeno pola célula vexetal. Este recoñecemento é seguido dunha transdución do sinal e finalmente de activación xénica, que resulta na síntese de produtos finais que inhiben ou destrúen ao organismo invasor.

Un dos mellores exemplos desta actividade son as fitoalexinas, definidas na sección anterior. Existen moitas evidencias experimentais que soportan o importante papel que xogan estes compostos dentro dunha estratexia global de defensa. As **proteínas antimicrobianas** (e.g., quitinasas e glucanasas) tamén merecen mención neste apartado, sendo amplamente distribuídas en plantas infectadas e relacionadas con actividade antibiótica, o que suxire unha acción protectora fronte a infeccións. As plantas transformadas con xenes que codifican para fitoalexinas ou proteínas antimicrobianas son máis resistentes as enfermidades.

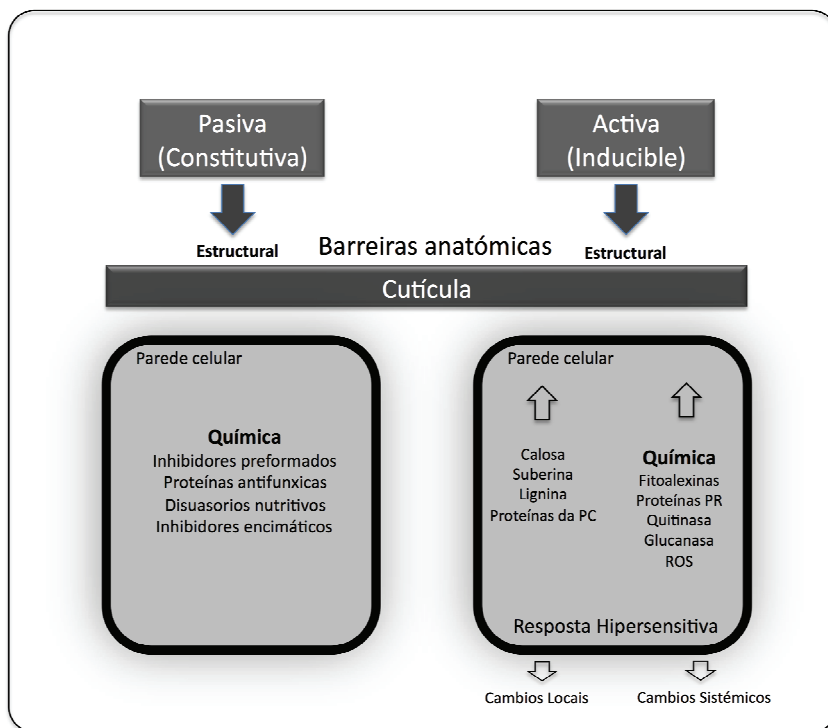


Fig 1. Tipos de defensa nas plantas

2. Resposta Hipersensitiva

As respostas defensivas descritas anteriormente son inespecíficas pois teñen lugar tanto en presenza de patóxenos como de outros organismos. A resposta hipersensitiva, porén, é altamente específica tendo lugar cando interaccionan os produtos de xenes de avirulencia do patóxeno con xenes de resistencia na planta.

2.1. Concepto de hipersensibilidade

A **resposta hipersensitiva** (HR), ou morte celular rápida e localizada dunha pequena porción de tecido do hóspede que limita o avance da infección, é unha manifestación do recoñecemento pola planta do produto codificado por un xene de avirulencia do patóxeno (interacción incompatible). Tipicamente a HR inclúe transdución dunha sinal, morte celular programada, activación de xenes relacionados coa defensa (e.g., fitoalexinas, ácido salicílico, proteínas antimicrobianas), e indución sistémica (a longa distancia) de mecanismos xerais de defensa vexetal (resistencia sistémica adquirida [SAR]).

2.2. Especies Reactivas de Osíxeno (ROS)

Un dos primeiros eventos detectados, durante a Resposta Hipersensitiva, é a liberación por parte da célula vexetal de especies reactivas de osíxeno (radical superóxido $[O_2^{\cdot-}]$ e peróxido de hidróxeno $[H_2O_2]$). Estes compostos poden ser directamente tóxicos fronte aos patóxenos (estrés oxidativo) ou ben activan procesos que contribúen ao endurecemento da parede celular. Tamén se lles atribúen aos ROS a indución da síntese de ácido salicílico (SA) e a activación de xenes envoltos nos mecanismos de protección celular vía a alteración do status redox das células vexetais.

2.3. Proteínas relacionadas coa patoxenicidade

Os transcritos dun gran número de proteínas relacionadas coa patoxenicidade (proteínas PR) e de xenes relacionados coa defensa, acumúlanse en poucos minutos ou horas despois do ataque dun patóxeno. Estes mesmos xenes indúcese en interaccións compatibles ou por resposta a estreses abióticos, pero máis debilmente e lentamente. Algunhas destas proteínas PR son glucanasas e quitinasas, envoltas nos procesos de degradación dos polisacáridos estruturais da parede celular dos fungos. O ácido salicílico e o etileno inducen os sinais de transdución que regulan a transcrición destes xenes de proteínas PR. Outra proteína PR como a lipoxigenasa, contribúe nos procesos defensivos xerando rutas de sinalización que conducen á síntese de metabolitos secundarios antimicrobianos.

2.4. Fitoalexinas

As fitoalexinas son compostos lipídicos antimicrobianos de baixo peso molecular que se acumulan rapidamente nos puntos de entrada de patóxenos incompatibles. Previo á síntese destes compostos antimicrobianos detéctase unha activación dos xenes que codifican para a fenilalanina amonio liasa (PAL), un enzima chave na ruta biosintética dos fenilpropanoides (metabolitos secundarios).

2.5. Resposta defensiva sistémica

Se a resposta defensiva de hipersensibilidade dispárase en poucos minutos despois do proceso infectivo a nivel local, en horas, a nivel distal, actívase a Resposta Sistémica Adquirida (SAR), que se caracteriza pola activación de xenes tipo PR en tódolos tecidos da planta. Para que teña lugar a SAR, a infección inicial debe dar lugar a lesións necróticas tipo HR. Ademais a activación da SAR confire resistencia a subseguintes ataques dun gran número de patóxenos.

3. Xenética da Relación Hospedeiro-Patóxeno

As diferenzas na susceptibilidade cara a determinadas enfermidades que amosaban diferentes variedades da mesma especie de plantas recollidas no seu ambiente silvestre, xa foran advertidas polos agricultores do século XIX. A principios do século XX, despois do redescubrimento dos traballos de Gregor Mendel, os melloradores vexetais recoñecen que a resistencia aos

patóxenos se herda como un carácter dominante ou semidominante. Un dos grandes descubrimentos neste eido foi levado a cabo nos 1950s por Harold H. Flor, traballando con plantas de lino (*Linum usitatissimum*) e a roia do lino (*Melampsora lini*), que estudou como se herda a resistencia nunha planta hóspede de lino ao mesmo tempo de como se herda a virulencia dun fungo patóxeno, a roia do lino.

3.1. Xenos e enfermidade

A interpretación moderna dos estudos de Flor pode concluír que as plantas resistentes posúen xenos dominantes de resistencia (xenos *R*) complementarios aos xenos dominantes de avirulencia no patóxeno (xenos *avr*). Estes xenos *avr* codifican **elicitores** (indutores ou activadores) das defensas das plantas, mentres que os xenos *R* están asociados con **receptores** que recoñecen ao elicitor. Esta interacción elicitor-receptor é a que confire a especificidade xenética á maioría das interaccións planta-patóxeno. As interaccións entre elicitor e receptor non compatibles desembocan nunha relación de resistencia á enfermidade.

3.2. Xenética da virulencia

Os primeiros xenos *avr* foron descubertos na bacteria *Pseudomonas syringae*, e pouco mais tarde no fungo *Fulvia fulva* (sin. *Cladosporium fulvum*). Estes xenos *avr* de fitopatóxenos son semellantes aos de patóxenos animais. Nalgunhas bacterias os xenos *avr* denomínanse xenos *hrp* (*hypersensitive reaction and pathogenicity*), que inducen resistencia en plantas resistentes ou disparan a enfermidade nas susceptibles e ademais están relacionados cun sistema de secreción que colabora no transporte de proteínas relacionadas coa virulencia bacteriana cara ao interior da célula vexetal.

3.3. Xenética da resistencia

O primeiro xene de resistencia clonado e caracterizado molecularmente foi o xene *Hm1* de plantas de millo. Codifica un enzima que desactiva a toxina HC, producida especificamente polo fungo *Cochliobolus carbonum* o axente causal da enfermidade coñecida como o tizón foliar do millo. Sendo esta toxina un factor de patoxenicidade esencial, a súa inactivación desencadea unha reacción de incompatibilidade (resistencia).

Aínda que ata o de agora identificáronse un grande número de xenos de resistencia en moitas plantas, nalgúns casos a súa función exacta é descoñecida. O estudo por parte da comunidade científica, da función destes xenos contribuirá sen dúbida ao avance da comprensión dos procesos críticos que teñen lugar nos primeiros momentos da interacción entre a planta e os seus patóxenos.

3.4. Variabilidade xenética en plantas e os seus patóxenos

Tanto as plantas como os seus patóxenos posúen fontes de variabilidade xenética que desempeñan un rol importante nas interaccións. Aqueles organismos eucariotas (plantas, fungos e nematodos) sofren o proceso de **recombinación** durante os ciclos sexuais, ademais algúns xenos que

están asociados a orgánulos citoplasmáticos (mitocondrias e plastos) tamén son herdados e xogan papeis importantes no proceso de resistencia á enfermidade. Os fungos teñen fontes de variación xenética adicionais como a heterocariose e o parasexualismo.

A mutación é unha fonte de variación común a tódolos organismos, pola que se poden modificar tanto os xenes nucleares como os citoplasmáticos dos organismos eucariotas, e é a fonte de variabilidade principal en procariotas e virus. As bacterias poden absorber ADN do seu ambiente, intercambiar plásmidos e transferir xenes vía bacteriófagos, aínda que con menor frecuencia que a mutación.

Os patóxenos teñen vantaxe fronte as plantas, en termos de variabilidade xenética, xa que os seus ciclos de vida máis curtos e a súa rápida capacidade reprodutiva multiplican a frecuencia de variabilidade.

3.5. Modelo xene por xene de Flor

A interpretación moderna do modelo xene por xene enunciado por H.H. Flor hai xa máis de cincuenta anos, baséase en que as plantas teñen xenes dominantes de resistencia (*R*) complementarios aos xenes de avirulencia dos patóxenos (*avr*), cuxos produtos interaccionan formando o complexo elicitor-receptor, que determinará o resultado final de compatibilidade (enfermidade) ou incompatibilidade (resistencia).

Pódese afirmar que os estudos de Flor, que deron como froito o modelo xene por xene, sentaron as bases das investigacións actuais sobre as interaccións moleculares e xenéticas entre as plantas e os seus patóxenos.

3.6. Resistencia e enxeñería xenética

Os avances da bioloxía molecular melloraron a nosa capacidade para identificar e manipular os xenes *R* e *avr*, permitindo investigar novas aproximacións para crear, vía modificación por enxeñería xenética, novas plantas resistentes ou deseñar novas estratexias para o control das enfermidades.

AVALIACIÓN

Na primeira clase expositiva, as preguntas iniciais estarán orientadas a establecer unha avaliación dos coñecementos dos alumnos en canto á existencia de mecanismos de defensa por parte dos vexetais e a súa condición de mecanismos inducidos ou preexistentes. Durante o desenvolvemento das clases expositivas realizaranse cuestións para avaliar a comprensión por parte do alumno de que as plantas son entes activos no proceso patoxénico.

A avaliación da parte práctica desta unidade didáctica, farase visualmente e mediante cuestións orais valorando a capacidade do alumnado na comprensión e manexo de técnicas de laboratorio e do vocabulario específico da materia. As respostas grupais no *quiz* de Excel desenvolvido ao termo do primeiro tema da unidade didáctica tamén se terán en conta como parte da avaliación procesual.

A avaliación final fundamentarase sobre todo no exame de seis

preguntas curtas que se levará a cabo ao remate da materia de Fitopatoloxía, onde haberá unha parte importante relacionada con esta unidade didáctica. Neste exame, cunha valoración do 60% da cualificación final, avaliaranse os coñecementos adquiridos, facendo especial fincapé na capacidade do alumnado para relacionar os contidos desta unidade didáctica co resto da materia e cos coñecementos previos das materias Fisioloxía Vexetal I e II do terceiro curso do grao en Bioloxía.

Adicionalmente o alumnado fará, de xeito obrigatorio e baixo a tutela do profesor, un traballo bibliográfico de calquera tema relacionado coa materia. Este traballo consistente nunha breve presentación que resuma os principais puntos abordados, deberá presentarse na aula aos compañeiros e profesor, dedicándolle un valor do 30% sobre a nota final. Terase en conta na avaliación dos traballos, a habilidade de afondar nos contidos máis relevantes do tema así como a capacidade de exposición e síntese.

Dedicaremos unha valoración do 10% á participación activa tanto nas clases expositivas como nas de laboratorio e titorías.

BIBLIOGRAFÍA

- AGRIOS, G.N. (2005). *Plant Pathology*, Academic Press.
- BAUDOIN, A.B.A.M. (1988). *Laboratory Exercises in Plant Pathology: an Instructional Kit*, APS Press.
- BUCHANAN, B. B., GRUISES W., JONES R.L.(2000) *Biochemistry and Molecular biology of Plants*, ASPP Rockville Maryland.
- GOODMAN, R.N. , KIRALY, Z. (1986). *The Biochemistry and Physiology of Plant Disease*, University of Missouri Press.
- LUCAS, J. A. (1998) *Plant pathology and plant pathogens*. Blackwell Science.
- FRITIG, B., LEGRAND, M. (1992). *Mechanisms of Plant Defense Responses*, Kluwer Academic Publishers.
- LLACER, G., LÓPEZ, M.M., TRAPERO, A., BELLO, A. (1996) *Patología Vegetal*. Sociedad Española de Fitopatología.
- MALLOY, O.C.,MURRAY T. D. (2001) *Encyclopedia of Plant Pathology*, John Wiley & Sons Inc.
- MILLS, D., KUNOH, H., KEEN N.T., MAYAMA, S. (1996). *Molecular aspects of Pathogenicity and resistance: requirement for signal transduction*, APS Press.
- SCHEFFER, R.P. (1997). *The nature of disease in Plants*, Cambridge University Press.
- SCHUMAN,G.L., D'ARCY C.J. (2006). *Essential Plant Pathology*, APS Press.
- SMITH, I.M. , DUNEZ, J., JELLIOT R.A., PHILLIPS, D.H., ARCHER, S.A.(1988). *Manual de enfermedades de las plantas*. Mundi Prensa
- STRANGE , R.N. (2003) *Introduction to Plant Pathology*, John Wiley & Sons Ltd. England.
- TRIGIANO, R. ,WINDHAM, M.T. , WINDHAM A.S. (2008). *Plant Pathology: Concepts and Laboratory Exercises*, CRC Press, Florida USA.

Citas de recursos en internet

- Páxina web da Sociedade Española de Fitopatoloxía: www.sef.es [citado 18 abr 2012]
- Páxina web da Sociedade Americana de Fitopatoloxía. Recursos educativos [en inglés]: www.apsnet.org [citado 18 abr 2012]
- Páxina web da Estación Fitopatolóxica de Areeiro, Centro de investigación e diagnóstico de enfermidades de plantas da Diputación de Pontevedra: www.efa-dip.org [citado 18 abr 2012]
- Páxina web da Organización Europea sobre Protección de Plantas [en inglés] : www.eppo.org [citado 18 abr 2012]
- Normativa sobre Producción Integrada (PI) da Xunta de Galicia: http://mediorural.xunta.es/areas/agricultura/horta/produccion_integrada/regulamentos_tecnicos/[citado 18 abr 2012]
- Rexistro de produtos fitosanitarios Xunta de Galicia: http://mediorural.xunta.es/areas/agricultura/sanidade_vexetal/rexistro_fitosanitarios/[citado 18 abr 2012]
- The plant pathology internet guide book (o libro da patoloxía vexetal en internet) : www.pk.uni-bonn.de/ppigb/ppigb.htm[citado 18 abr 2012]
- Vademecum de fitosanitarios:www.infoagro.com/agrovademecum/[citado 18 abr 2012].

Páxina web da Universidade de Davis, (California, USA) sobre patoloxía vexetal: www.ipm.ucdavis.edu/PMG/crops-agriculture.html [citado 18 abr 2012]

Páxina virtual do INRA (Francia) sobre protección vexetal: www.inra.fr/Internet/Produits/HYP3/index.html[citado 18 abr 2012]

Páxina web da Universidade Politécnica de Valencia: www.etsmre.upv.es/pcult/ [citado 18 abr 2012]



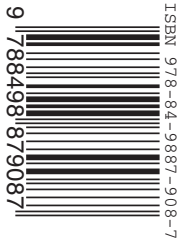
Unha colección orientada a editar materiais docentes de calidade e pensada para apoiar o traballo do profesorado e do alumnado de todas as materias e titulacións da universidade



Impreso en papel 100% reciclado e libre de cloro



SERVIZO DE NORMALIZACIÓN LINGÜÍSTICA



ISBN 978-84-9887-908-7